



# Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei)

Patrick Silan, Claude Maillard

## ► To cite this version:

Patrick Silan, Claude Maillard. Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei). Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale, 1989, 13ème série, 10, pp.31-45. hal-00972570

**HAL Id: hal-00972570**

**<https://hal.science/hal-00972570>**

Submitted on 4 Apr 2014

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei) (\*)

par P. SILAN et C. MAILLARD

Laboratoire de Parasitologie Comparée, U.A. C.N.R.S. 698  
(Biologie des populations d'Helminthes parasites)  
U.S.T.L., Place E. Bataillon - F 34060 Montpellier Cedex.

Comparative biology of development and discrimination of Diplectanidae, ectoparasites of sea bass (Teleostei).

### SUMMARY

The bass *Dicentrarchus labrax* is infected by two monogenean Monopisthocotylea: *Diplectanum aequans* and *Diplectanum laubieri*. The stages of their life-cycle were studied in order to estimate their growth rate and to identify the determining criteria for all ages.

Their growth is almost synchronous; the growth patterns are propounded. At about 20° C., one month is required, after their fixation on the host gills, for achieving the adult stage (egg-laying adult) of both species.

The only two reliable criteria for distinguishing between the species are the squamodisc in young individuals, and the squamodisc and the penis in adults. When these structures are lacking in the youngest stages, the two species cannot be distinguished.

**Key-words:** *Dicentrarchus labrax*, *Diplectanum*; Mathematical models. Morphology. Ectoparasite.

### RÉSUMÉ

Le Bar *Dicentrarchus labrax* est parasité par deux espèces de Monogènes (Monopisthocotylea) congénériques: *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri*. Les étapes de leur cycle ont été étudiées afin d'estimer leur vitesse de développement et d'identifier les critères de reconnaissance à tout âge.

Leur croissance est quasiment synchrone; les modèles de croissance sont proposés. Aux températures voisines de 20° C, un mois est nécessaire, à compter de leur fixation sur les branchies de l'hôte, pour que les deux espèces attei-

gnent le stade adulte; ils sont alors capables d'engendrer une descendance.

Les deux seuls critères permettant une identification certaine de chacun des *Diplectanum* sont le squamodisque chez les jeunes, le squamodisque et le pénis chez les adultes; en leur absence, chez les stades précoces, les deux espèces ne peuvent pas être distinguées sur des bases morpho-anatomiques.

**Mots-clés:** *Dicentrarchus labrax*; *Diplectanum*; Modèles mathématiques. Morphologie. Ectoparasite.

### INTRODUCTION

Le peuplement de Métazoaires ectoparasites vivant sur les filaments branchiaux du Bar *Dicentrarchus labrax* (LINNÉ, 1758), est composé notamment de deux Monogènes Monopisthocotylea:

*Diplectanum aequans* (WAGENER, 1857), DIESING, 1858 et *Diplectanum laubieri* LAMBERT et MAILLARD, 1974.

Alors que la première description de *D. aequans*

(\*) Manuscrit accepté par le Comité de lecture le 25 avril 1988.

a été faite en 1857 par WAGENER, il faut attendre 1974 pour que LAMBERT et MAILLARD montrent qu'il existe, en fait, sur les branchies du Bar deux espèces de *Diplectanum*. Cette découverte récente de *D. laubieri* témoigne de la remarquable ressemblance entre les deux organismes.

Les deux espèces ont un cycle holoxène avec alternance d'une phase fixée parasite et d'une phase libre. Le stade infestant, ou oncomiracidium, sort d'un œuf, nage à la recherche d'un hôte et se fixe sur lui. L'animal subit alors dans son biotope branchial (SILAN *et al.*, 1987) une phase de croissance

au cours de laquelle s'opèrent des transformations morphologiques et anatomiques qui conduisent progressivement à un adulte reproducteur.

Ces modifications et la croissance ont été étudiées chez les deux *Diplectanum* de manière à définir des critères de reconnaissance spécifiques à tous les degrés de maturité, mais aussi afin de déterminer des stades de développement ou classes d'âges. La connaissance de la durée du cycle et la distinction de cohortes sont en effet de première importance pour toute analyse démographique (SILAN et MAILLARD, soumis à publication).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### LE COMPARTIMENT « ŒUF-ONCOMIRACIDIUM »

#### 1.1. Analyse de la fréquence des éclosions dans le temps

Les œufs utilisés ont été pondus par des *Diplectanum aequans* adultes prélevés sur des branchies de Bars, ces derniers venant d'être sacrifiés.

Préalablement, ces Poissons et leurs parasites avaient été acclimatés aux conditions d'expériences. Les 25 Monogènes utilisés ont la même origine et ont été prélevés à la même époque. Chaque *Diplectanum* a été placé seul dans une boîte de Pétri stérile, dans 10 ml d'eau de mer bi-filtrée sur filtre Millipore (maille 0,22 µm) et renouvelée régulièrement ; la salinité de cette eau a été maintenue égale à 37,4 pour mille et la température à 18° C. Une aération par microbulle a été assurée dans chaque boîte de Pétri à l'aide d'aiguilles hypodermiques reliées à des pompes à vibreur.

#### 1.2. Influence de la température sur la durée d'incubation

De la même manière que précédemment, mais sans aération, 6 séries de 20 œufs de *Diplectanum aequans* et 3 séries de 20 œufs de *Diplectanum laubieri* ont été respectivement soumises à 6 et 3 températures différentes ; ces températures ont été choisies entre 15 et 23° C pour *D. aequans*, entre 16 et 20° C pour *D. laubieri*. Les expériences ont été réalisées dans une eau de mer dont la salinité était de 38 pour mille, et avec une photopériode 12/12 (tubes fluorescents type « lumière du jour » – 2000 à 3000 lux). Les observations portent sur des œufs non tératologiques et embryonnés. L'identification de l'espèce à laquelle appartiennent des œufs est faite en examinant au microscope l'individu qui les a pondus, et une fois la ponte déposée.

#### 1.3. Modalités de l'infestation (étude histologique)

Une des infestations effectuées sur des alevins âgés de 15 jours a permis de suivre le devenir immédiat des oncomiracidia. L'alevin a été placé dans une boîte de Pétri remplie de 20 ml d'eau de mer. Quinze oncomiracidia ont été ajoutés. Quatre heures plus tard, le Poisson a été fixé au liquide de Carnoy, inclus dans la paraffine, puis débité en coupes sériées longitudinales de 5 µm. Après déparaffinage et réhydratation, les coupes ont été colorées au

moyen d'un quadrichrome (coloration de CLEVELAND-WOLF). Après déshydratation, elles ont été montées au baume du Canada.

### LE COMPARTIMENT « PARASITE »

#### 2.1. Infestations expérimentales

Elles consistent à parasiter des hôtes dépourvus de Monogènes avec les stades infestants : les oncomiracidia ; ceux-ci sortent d'œufs pondus par des *Diplectanum* adultes prélevés sur des Poissons hôtes parasités. Les seuls Poissons qui de façon certaine n'ont jamais été en contact avec des Monogènes sont les Bars nés en éclosure ; ceux ayant été utilisés ont donc été isolés en circuit fermé quelques semaines après leur naissance, et maintenus plusieurs mois en élevage avant l'expérimentation.

#### 2.2. Croissance et maturation

Les infestations ont été réalisées à une température de 20° C ; le développement en taille et l'évolution des structures anatomiques chez les deux *Diplectanum* ont été suivis au cours du premier mois suivant la fixation de l'oncomiracidium sur l'hôte. Cette analyse porte sur 62 *D. aequans* et 41 *D. laubieri*. Les différentes mesures de longueur ont été établies sur les individus vivants, immobilisés sans écrasement entre lame et lamelle.

Le suivi de la croissance ne couvrant qu'une partie de la vie des *Diplectanum*, nous avons étudié, dans un second temps, les réponses de modèles mathématiques de croissance, paramétrés en fonction de nos données expérimentales et d'hypothèses émises à partir de l'ensemble de nos observations (SILAN, 1984). Cette approche partiellement théorique de la croissance à plus long terme a été effectuée à l'aide du logiciel MLP (« Maximum Likelihood Program ») (ROSS, 1980). Les paramètres des modèles ont été estimés sur le critère du maximum de vraisemblance (RICHARDS, 1961).

#### 2.3. Discrimination des deux *Diplectanum*

Chez les adultes des deux *Diplectanum*, plusieurs variables distribuées normalement ont été comparées sur la base du test de comparaison des moyennes, et de leur intervalle de confiance.

Afin de distinguer les deux espèces à un stade jeune, nous avons employé une analyse discriminante linéaire fondée sur

une, puis sur deux variables considérées simultanément. La méthode statistique utilisée est résumée en annexe.

## RÉSULTATS

### LE COMPARTIMENT « ŒUF-ONCOMIRACIDIUM »

#### 1.1. La durée d'incubation

Chez les deux *Diplectanum*, les œufs sont formés et pondus les uns après les autres ; ils sont tétraédriques et operculés. Un filament plus ou moins développé marque un des sommets non operculaires et détermine avec l'opercule un plan de symétrie.

Les œufs des deux espèces sont extrêmement semblables ; leurs mensurations sont exprimées dans le tableau I ; les distributions de fréquences de taille sont largement chevauchantes, comme en témoignent les intervalles de confiance des moyennes.

Même si *in vitro* les conditions physico-chimiques restent identiques, le nombre de jours qui s'écoulent, entre l'instant où l'œuf est expulsé et le moment où l'oncomiracidium en sort, est très variable. Les oncomiracidia parfaitement viables sortent par l'ouverture operculaire, généralement dans un intervalle de temps assez court. D'autres, qui correspondent le plus souvent aux derniers œufs d'une ponte, provoquent un étalement de la courbe de fréquences d'éclosion. La figure 1, établie pour *Diplectanum aequans*, illustre ce phénomène.

Pour les deux espèces, nous nous sommes donc intéressés au temps nécessaire à l'éclosion de la majorité des larves, soit 50 pour cent et plus. En d'autres termes, nous avons négligé les retardataires... La figure 2 traduit le nombre de jours nécessaire pour obtenir au moins 50 pour cent des larves à différentes températures.

*D. aequans* et *D. laubieri* présentent une vitesse de développement embryonnaire voisine. Celle-ci, comme chez tous les Monogènes et d'autres Invertébrés, augmente avec la température. Pour l'une comme pour l'autre espèce, ce délai est de l'ordre

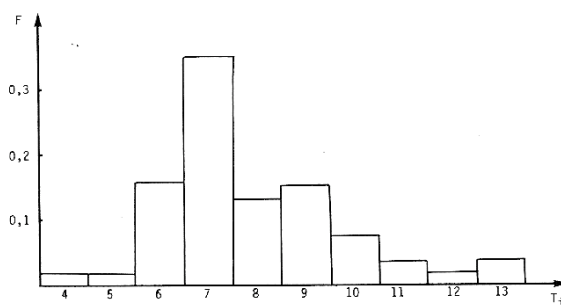


FIG. 1.— Fréquences d'éclosions des oncomiracidia de *Diplectanum aequans* ( $F$ ) (proportion par rapport à la totalité des œufs) en fonction du nombre de jours écoulés depuis la ponte ( $T_j$ ) et à la température de 18° C.

FIG. 1.— *Diplectanum aequans*: Hatching frequencies of oncomiracidia ( $F$ ) (Percentage in relation to whole amount of eggs) in terms of the number of days elapsed since the laying ( $T_j$ ) and at the 18° C temperature.

de une à deux semaines à 15-16° C, à une salinité de 38 pour mille et avec une photopériode 12/12. 5 à 7 jours sont nécessaires à 20-21° C.

*D. laubieri* paraît avoir, en moyenne, un développement un peu plus lent ; cependant, les quelques observations dont nous disposons à plus basse température ne nous permettent pas d'être aussi affirmatif.

Bien que l'influence de divers facteurs physico-chimiques soit à préciser dans des travaux ultérieurs, ces facteurs paraissent assez déterminants vis-à-vis des taux de réussite des pontes. Ce fait est particulièrement net chez *D. laubieri* dont très peu d'œufs donnent des larves viables aux températures élevées et donc à des concentrations en oxygène dissous plus faibles, d'où l'absence de résultats interprétables au-dessus de 20° C.

TABLEAU I.— Principales mensurations relatives aux œufs de *D. aequans* et de *D. laubieri*.

TABLE I.— Main measurements related to eggs of *D. aequans* and *D. laubieri*.

	<i>Diplectanum aequans</i>			<i>Diplectanum laubieri</i>		
	Taille de l'échantillon	moyenne	Intervalle de confiance $\alpha = 0,05$	Taille de l'échantillon	moyenne	Intervalle de confiance $\alpha = 0,05$
Longueur d'un côté du tétraèdre	19	59,14	$\pm 6,96$	15	61,4	$\pm 18,67$
Longueur du filament	19	29,95	$\pm 11,31$	15	31,84	$\pm 14,69$



Bien que les rythmes d'éclosion aient été étudiés sur un pas de temps de 24 heures, nous avons toutefois remarqué une prédominance d'éclosions durant le jour ; certaines ont cependant eu lieu la nuit. La lumière solaire semble activer les larves de *Diplectanum aequans* dans l'œuf ; en effet, maintenant une semaine après la ponte à 20° C et dans l'obscurité, des œufs de cette espèce n'ont éclos qu'une fois exposés à la lumière, et dans leur majorité deux à trois heures après ce transfert.

### 1.2. La durée de vie des oncomiracidia et les modalités de l'infestation

Dans les conditions expérimentales, les oncomiracidia des deux *Diplectanum*, morphologiquement indifférenciables, ne vivent généralement pas plus de 48 heures. De nombreuses larves nageantes meurent même au bout de quelques heures, après avoir épuisé leurs réserves énergétiques au cours de la recherche de l'hôte.

Durant le laps de temps dont elles disposent pour trouver leur hôte, les larves des deux espèces nagent activement grâce à une ciliature locomotrice (*pl. I, fig. 1*). Des phases de repos alternent avec des phases de nage active.

L'attirance vis-à-vis de *Dicentrarchus labrax* est effective dès le plus jeune âge de l'hôte. Des infestations ont pu être réalisées avec des larves de *D. aequans* sur des alevins de 15 jours. (*pl. I, fig. 3*). *D. labrax* ne présente donc pas de période de non-infectivité de l'ordre de deux mois à l'égard de *D. aequans*, comme cela a parfois été supposé (OLIVER, 1982).

Quand il arrive au contact d'un hôte, l'oncomiracidium se met à tourner sur lui-même puis s'immobilise. L'individu peut quitter l'hôte s'il ne reste que quelques dizaines de secondes sur le tégument ; par contre, il s'avère généralement incapable de repartir nager si la fixation excède quelques minutes, car il perd rapidement sa ciliature. (*pl. I, fig. 2*).

Très peu de temps après la fixation, les larves se déplacent sur le corps de leur hôte à la manière des sangsues en se servant alternativement de leur haptéur et de leurs glandes céphaliques ; elles gagnent

ainsi les branchies, comme cela avait été supposé par KEARN (1968) et d'une manière voisine de celle utilisée par d'autres Dactylogyridea (PROST, 1963). La *photographie 3* de la *planche I* illustre la fixation des oncomiracidia devenant des post-larves sur les arcs branchiaux.

## LE COMPARTIMENT « PARASITE »

### 2.1. Introduction

L'identification de *D. aequans* et *D. laubieri* n'est possible que sur la base de critères microscopiques, en raison de la similitude de formes entre les deux espèces. Ce sont en effet deux Plathelminthes de petite taille, blanchâtres, recouverts d'écailles bien mises en évidence en microscopie électronique à balayage (OLIVER, 1976).

A l'extrémité postérieure du corps, un haptéur caractéristique des Diplectanidae et essentiel pour leur fixation (PALING, 1966 ; KEARN, 1968) est présent. Ce haptéur comprend quatorze crochets latéraux, deux paires de grands crochets (hamuli), trois barres transversales (dont deux dorsales latérales et une dorsale médiane), et deux squamodisques (un dorsal et un ventral). Le système génital, avec l'ovaire entourant la branche intestinale droite, est aussi typique des Diplectanidae.

La forme et la taille de plusieurs organes varient en fonction de l'âge chez les deux *Diplectanum* ; nous avons analysé ces différences afin d'identifier, au cours du développement, les variables les plus discriminantes entre les deux espèces.

### 2.2. La croissance et les stades de maturation

La *figure 3* traduit les croissances de *D. aequans* et *D. laubieri* à compter du jour suivant la fixation. Les tailles moyennes observées (en  $\mu\text{m}$ ) et leur intervalle de confiance au risque 0,05 (sous l'hypothèse de distributions normales) ont été représentés. Nous remarquons : 1) que les deux espèces grandissent rapidement, 2) que les variations de taille, pour une espèce et un âge donnés, sont importantes,

## PLANCHE I

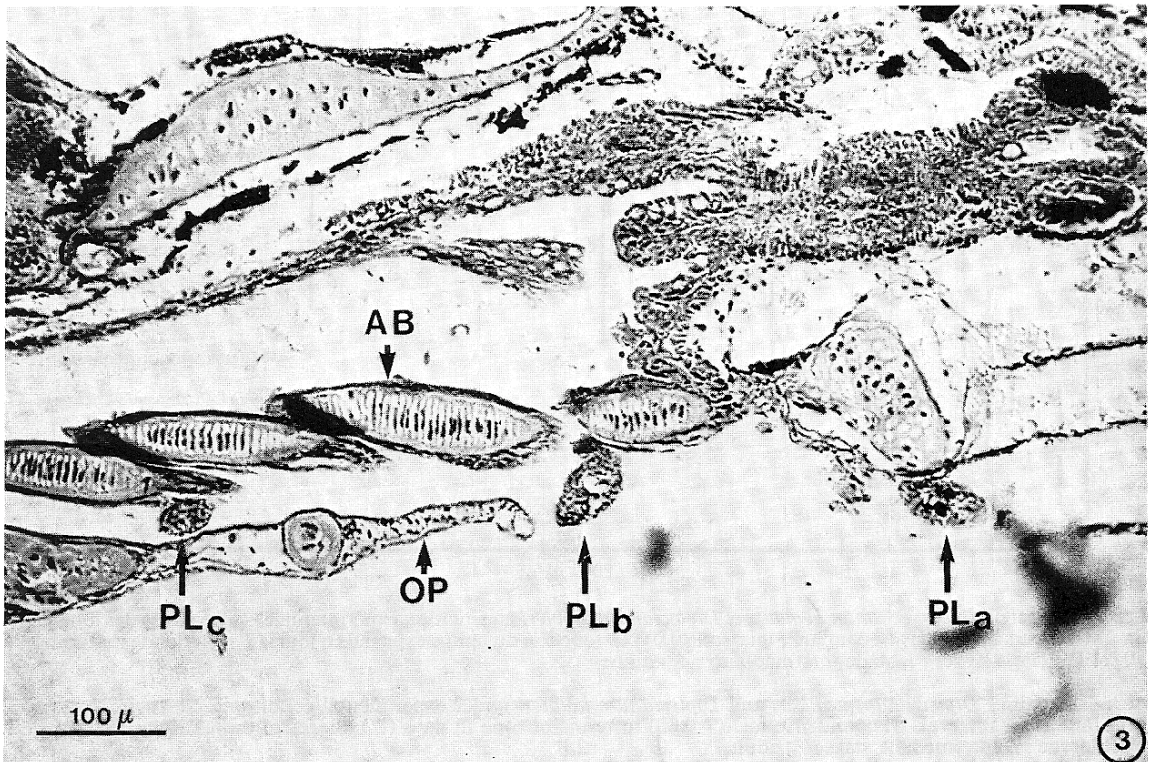
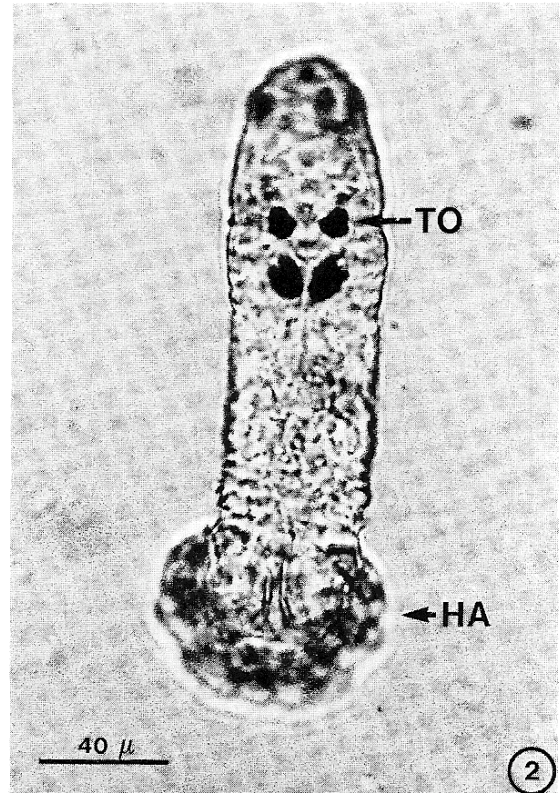
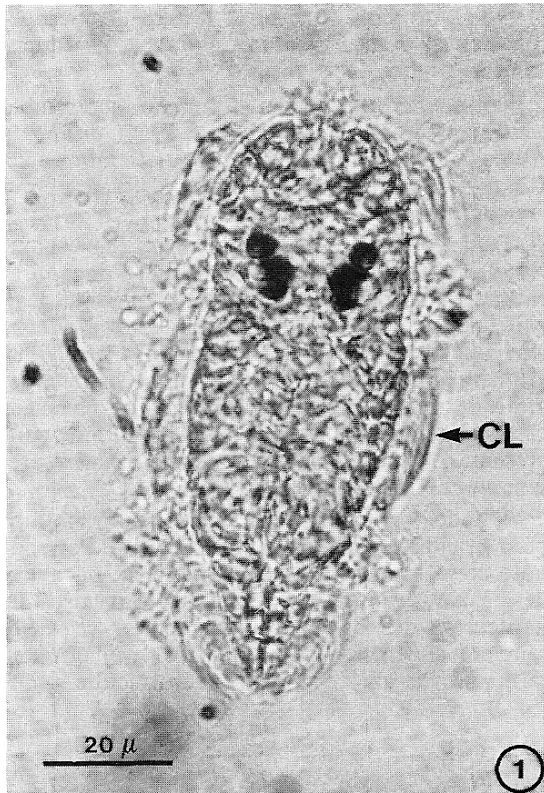
### *Diplectanum aequans* (Microscopie photonique/light microscope)

FIG. 1.— Oncomiracidium (phase libre/free stage). CL, ciliature.

FIG. 2.— Post-larve (24 heures après fixation)/post-larva (24 hours after fixation). HA, haptéur/haptor ; TO, taches oculaires/eye-spots.

FIG. 3.— Infestation expérimentale d'un alevin de 15 jours (en coupe)/experimental infestation of 15 days old fry (in section). AB, arc branchial/branchial arc ; OP, opercule de l'hôte/host operculum ; PL, post-larve (PL<sub>A</sub>, post-larve arpentant le corps ; PL<sub>B</sub> et PL<sub>C</sub>, post-larves déjà sur les branchies)/PL = post-larva (PL<sub>A</sub>, post-larva moving on the body ; PL<sub>B</sub> and PL<sub>C</sub>, post-larvae already fixed on gills).







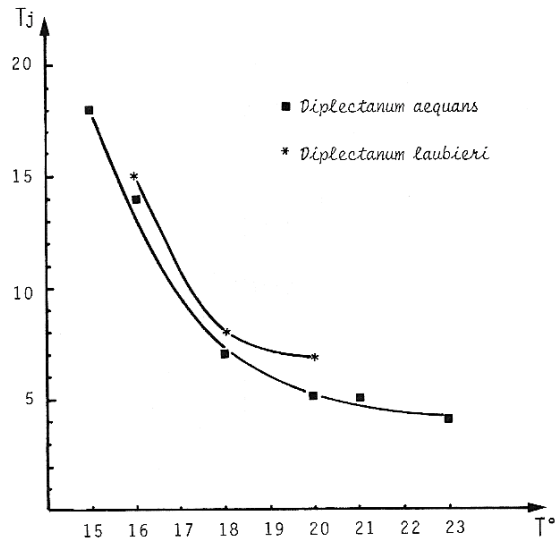


FIG. 2.— Nombre de jours ( $T_j$ ) nécessaire pour obtenir au moins 50 pour cent des larves à différentes températures ( $T^\circ$ ).

FIG. 2.— Number of days ( $T_j$ ) required for obtaining at least 50 per cent of larvae at various temperatures ( $T^\circ$ ).

3) que *D. aequans* atteint très tôt des tailles supérieures à celles de *D. laubieri*, alors que les dimensions à l'origine sont voisines.

Bien que le développement anatomique semble continu chez ces espèces (KEARN, 1968), différents stades de maturation chez *D. aequans* comme chez *D. laubieri* peuvent toutefois être distingués entre l'oncomiracidium et l'adulte :

a) Oncomiracidium : Décrit par LLEWELLYN (1957), OLIVER (1968) et KEARN (1968), l'oncomiracidium de *D. aequans* (pl. 1, fig. 1) présente deux paires de taches oculaires antérieures à cristallin et une ciliature locomotrice disposée dans les régions céphalique, pleurale et postérieure. Le haptère est armé de sept paires de crochets ; les ébauches presque imperceptibles des hamuli ventraux sont présentes. L'oncomiracidium de *D. laubieri* présente les mêmes structures.

b) Stade post-larvaire (PL) : L'oncomiracidium perd sa ciliature dès qu'il est fixé sur le Poisson-hôte et se transforme sur la branchie, ou avant de l'avoir atteinte, en stade post-larvaire. Le haptère et les hamuli en particulier se différencient chez ces post-larves (PL), qui ont une taille proche de celle des oncomiracidia (pl. I, fig. 2).

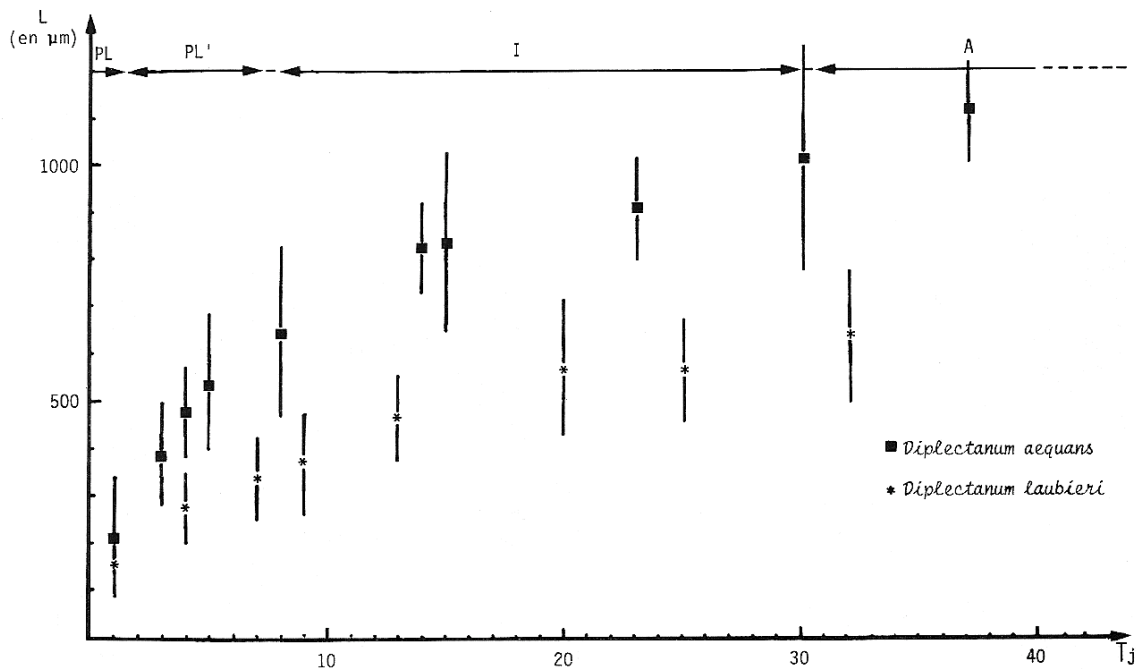


FIG. 3.— Croissance de *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri* en situation expérimentale — Moyennes des longueurs en  $\mu\text{m}$  (et leurs intervalles de confiance au risque 0,05) en fonction du temps exprimé en jours ( $T_j$ ). Stades de maturation : PL et PL', Post-larves ; I, stade intermédiaire ; A, adulte.

FIG. 3.— Growth of *Diplectanum aequans* and *Diplectanum laubieri* under experimental conditions. Means of lengths in  $\mu\text{m}$  (and their intervals of confidence for  $\alpha = 0,05$ ) in terms of time in days ( $T_j$ ). Stages of maturation : PL and PL', Post-larvae ; I, intermediate stage ; A, adult.

c) Stade PL' : Environ deux jours après la fixation branchiale, la différenciation d'un squamodisque permet de distinguer le stade que nous appelons PL'.

d) Stade intermédiaire (I) : Le système génital mâle, avec le pénis, apparaît à ce stade. Ces Monogènes étant hermaphrodites protandres, ce stade représente la phase mâle du cycle biologique.

e) Stade adulte (A) : Les individus alors matures sont capables de pondre. Ces animaux sont généralement renflés du fait de l'importante masse de glandes vitellogènes. La figure 4 représente *D. aequans* adulte, la figure 5 *D. laubieri* adulte.

Ces différentes étapes sont identiques sur le plan morpho-anatomique chez les deux espèces. Du point de vue chronologique, il est possible de noter un léger décalage dans la maturation chez *D. laubieri* : *D. aequans* accède au stade intermédiaire 8

jours après sa fixation, alors qu'il faut 9 à 10 jours à *D. laubieri*. La maturité sexuelle est atteinte au bout d'un mois pour l'un ou l'autre des Monogènes, avec cependant un retard de l'ordre de 3 à 4 jours chez certains *D. laubieri*. Dans les conditions expérimentales imposées, la maturation des deux espèces est presque synchrone. Les différents stades ont donc été représentés sur la figure 3 avec la même échelle de temps.

Il existe au sein des deux populations une assez grande variabilité dans le développement, et même des cas d'exception : nous avons en effet obtenu des *D. aequans* « anormaux » de 20 jours n'excédant pas 350 à 400  $\mu\text{m}$ , avec un pénis non rigide, par conséquent non fonctionnel, et des glandes vitellogènes partiellement développées. Ce dernier type d'individus n'a jamais été remarqué dans les populations sauvages. Sans que cela ait pu être démontré sur de grands échantillons, nous avons également noté, lors d'infestations de très petits Bars (4 à 7 cm), des *D. aequans* dont la taille, mais aussi les pièces sclérifiées étaient plus petites que la normale.

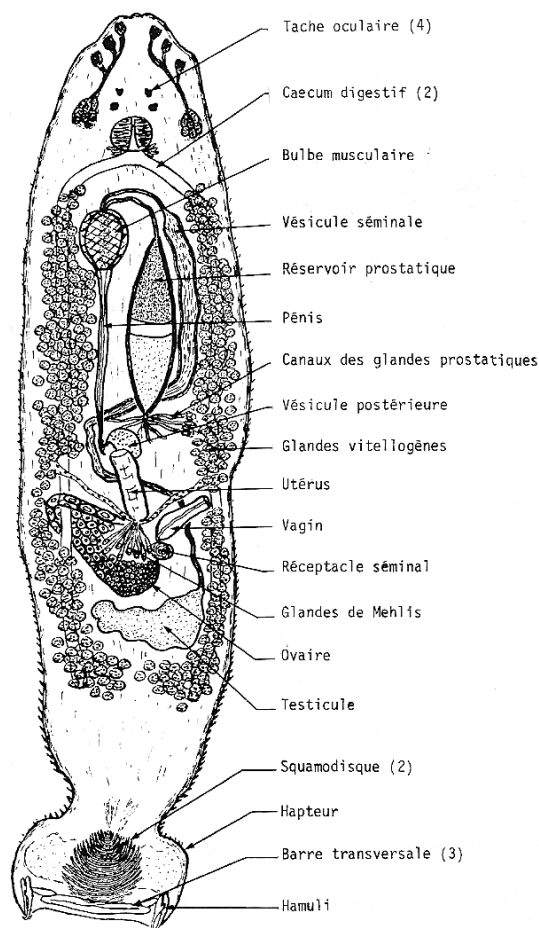


FIG. 4.— *Diplectanum aequans* adulte (longueur totale : 950  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 4.— Adult *Diplectanum aequans* (total length : 950  $\mu\text{m}$ ).

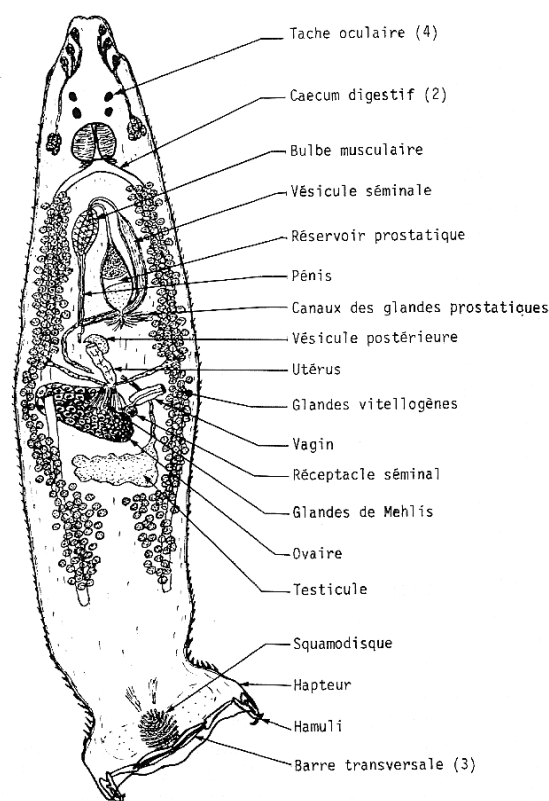


FIG. 5.— *Diplectanum laubieri* adulte (longueur totale : 700  $\mu\text{m}$ ).

FIG. 5.— Adult *Diplectanum laubieri* (total length : 700  $\mu\text{m}$ ).



Ceci peut relever d'une adaptation à un très petit biotope ; ce point mériterait à l'avenir une attention particulière, d'autant qu'il a déjà été remarqué chez d'autres Dactylogyridea (GLASER, 1965 ; GUSSEV, 1966 et 1967). Un tel phénomène semble totalement inexistant dès que les Bars dépassent les tailles précitées.

Il est indiscutable que les tailles atteintes au bout d'un mois ne sont pas maximales. Non seulement le domaine de variations des longueurs observées n'interdit pas de le supposer (fig. 3), mais surtout, il est tout à fait courant de trouver dans le milieu naturel des adultes de *D. aequans* de 1,5 mm et des *D. laubieri* atteignant 1 mm. De tels faits nous ont conduit à chercher quel modèle, en partie théorique, pouvait se rapprocher de la croissance perçue à plus long terme.

### 2.3. Modèles semi-théoriques de croissance

Nous venons de rendre compte de la croissance des deux Monogènes, en situation expérimentale, durant le mois qui suit la période de développement embryonnaire, l'éclosion et la fixation sur l'hôte ; or ces premières étapes de la vie d'un individu peuvent être considérées comme une phase de croissance assez lente.

Une fois ces parasites fixés, la croissance est maximale lors de la phase de maturation sexuelle, mais l'accroissement absolu ( $\frac{dy}{dt}$ ) vient à diminuer. Ces deux derniers éléments nous laissent donc supposer l'existence d'une fonction de freinage ; le modèle général le plus classique étant du type  $\frac{dy}{dt} = a(y) \cdot y$ , avec un taux de croissance déterminé par l'état de la variable  $y$  (dans ce cas la longueur) à l'instant  $t$ . Pour limiter  $y$ , le taux de croissance diminue quand  $y$  augmente. La famille de fonctions de freinage la plus courante dans ce domaine de la biologie est :

$$a(y) = \Sigma a \left[ 1 - \left( \frac{y}{K} \right)^{m-1} \right]$$

$$\text{avec } \Sigma = -1 \text{ si } m < 1 \\ \Sigma = +1 \text{ si } m > 1$$

Elle conduit aux courbes de croissance bien connues et largement généralisables : Logistique, Logistique généralisée, Gompertz... (LEBRETON et MILLIER, 1982).

A partir de quelques hypothèses biologiquement acceptables, nous avons donc cherché, dans cette famille de fonction, celle rendant le mieux compte de la croissance des deux *Diplectanum*. Le modèle de Gompertz est apparu un des plus adaptés :

$$Y(t) = K \exp \left[ - \frac{A}{a} \exp(-at) \right]$$

La courbe résultante est sigmoïde avec une asymptote :  $Y_{\infty} = K$  et un point d'inflexion :

$$t_1 = \frac{1}{a} \log \frac{K}{a};$$

$$Y_1 = \frac{K}{e} \simeq 0,36 K;$$

$$\left( \frac{dy}{dt} \right)_1 = \frac{ak}{e}$$

Ce modèle déterministe empirique permet de rendre compte de la croissance d'un organisme à point d'inflexion rapidement atteint (RICHARDS, 1961), ce qui est le cas pour les Monogènes étudiés. En conséquence, notre première hypothèse a été la suivante :  $t_1$  se situe, dans les conditions naturelles, vers la fin du premier mois d'existence des individus, quand la pleine maturité sexuelle est sur le point d'être acquise. Au-delà de  $Y_1$ , l'asymptote supérieure a été établie en fonction des dimensions maximales notées sur les individus sauvages, soit 1700  $\mu$ m pour *Diplectanum aequans* et 1120  $\mu$ m pour *Diplectanum laubieri*. Nous avons par ailleurs admis que ces longueurs maximales étaient atteintes au bout de trois mois, en accord avec la détermination du point d'inflexion, en accord également avec nos observations sur la dynamique de recrutement et la probable durée de vie de ces organismes (SILAN, 1984 ; SILAN et MAILLARD, soumis à publication). L'asymptote inférieure a naturellement été définie pour  $y = 0$ . La capacité qu'ils ont de s'accroître rapidement au cours du premier mois a été estimée à partir des moyennes de tailles obtenues expérimentalement, en considérant les valeurs de  $y$  distribuées normalement autour de ces moyennes (fig. 3). Le modèle est sous la forme  $Y = a + K \exp [-\exp(b(x-m))]$ . L'asymptote supérieure prend pour valeur  $a + K$  quand  $x$  tend vers  $+\infty$  ; dans le cas présent :  $a$  est nul, compte tenu de la position de l'asymptote inférieure, et  $K$  est atteint en pratique vers 90 jours.

La figure 6 traduit les réponses obtenues, sous l'hypothèse mathématique d'une même fonction de freinage (« exponentielle d'exponentielle ») relative à la croissance des deux *Diplectanum*. Les deux courbes recoupent la large gamme de variations observée, à l'exception du  $Y$  à l'origine qui est légèrement surestimé par rapport aux valeurs expérimentales. Ces courbes demeurent néanmoins des solutions représentatives de la tendance globale.

### 2.4. Discrimination des deux *Diplectanum*

Les deux difficultés majeures rencontrées lors de l'identification de ces espèces sont d'une part la ressemblance apparente entre les adultes de *D. laubieri* et le stade intermédiaire de *D. aequans*, d'autre part la reconnaissance des stades PL' ; les PL ne peuvent en aucun cas être différenciées sur la base des critères morpho-anatomiques.

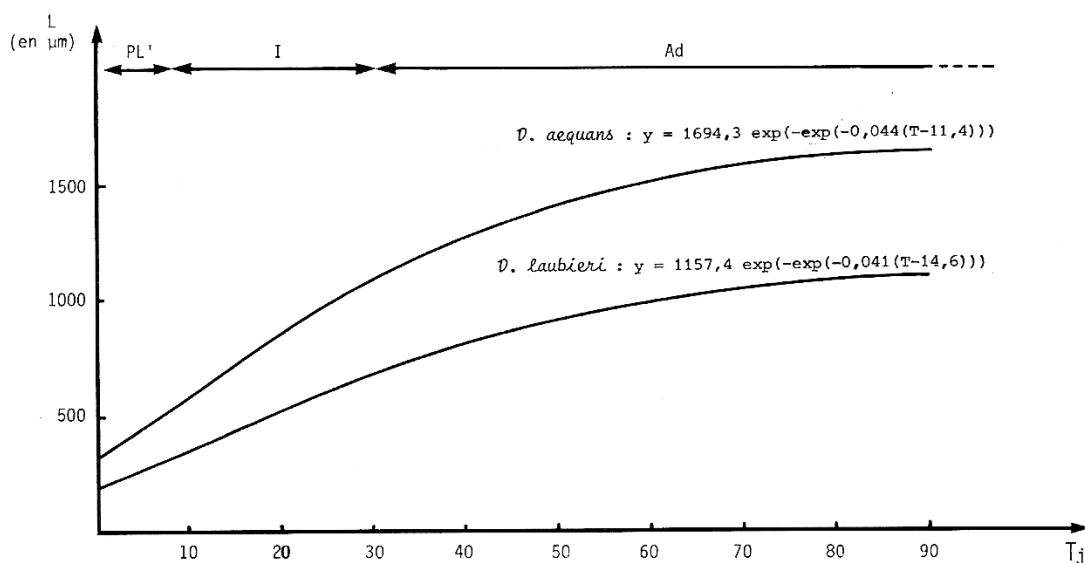


FIG. 6.— Modèles semi-théoriques de croissance de *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri* — Ajustements au modèle de Gompertz. Stades de maturation : PL', post-larve ; I, stade intermédiaire ; A, adulte.

FIG. 6.— Semitheoretical growth curves of *Diplectanum aequans* and *Diplectanum laubieri*, fitting to Gompertz curve. Stages of maturation : PL', post-larva ; I, intermediate stage ; A, adult.

#### 2.4.1. Stades intermédiaires et adultes

Le pénis, qui apparaît dès le stade intermédiaire, est l'élément de référence tant par sa forme que par sa taille (LAMBERT et MAILLARD, 1974) ; sa dimension et les intervalles de confiance des moyennes sont rapportés dans le *tableau II*. Nous mentionnons dans ce même tableau les mensurations des pièces suivantes : réservoir prostatique (*cf. fig. 4 et 5*), grands crochets (hamuli) et barres transversales. Les mensurations prises sur les hamuli et les barres sont définies dans la *figure 7*.

Le réservoir prostatique est plus grand chez *D. aequans*, en rapport avec la taille du pénis ; en revanche, les hamuli et les barres transversales sont plus petits mais la dispersion des variables est telle que le chevauchement des deux distributions est important. Ces pièces haptoriales ne constituent donc pas un élément de distinction supplémentaire intéressant. Nous précisons enfin que le stade intermédiaire de *D. aequans* est plus translucide que les adultes de *D. laubieri*, en raison de l'absence, chez les premiers, des glandes vitellogènes.

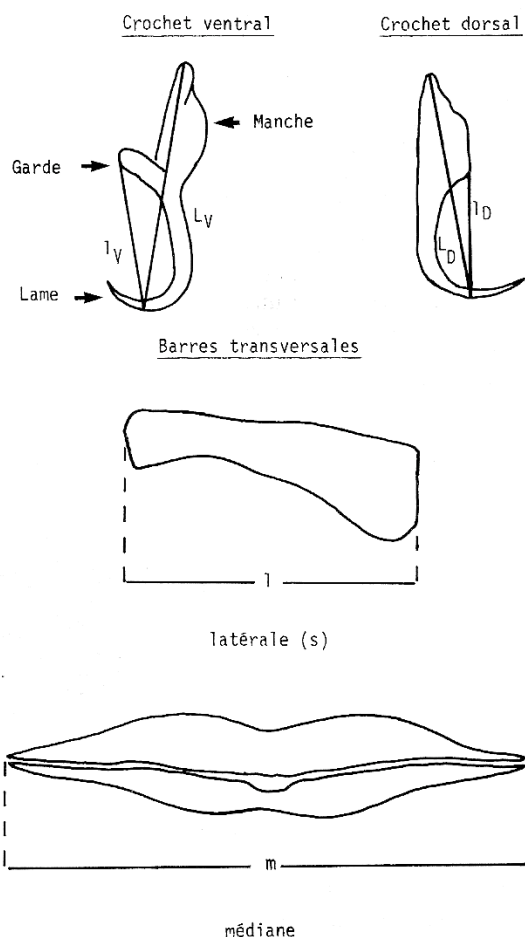


FIG. 7.— Synopsis des dimensions prises sur les crochets et les barres du haptor.

FIG. 7.— Synopsis of measurements taken on hooks and haptor bars.

TABLEAU II. – Principales mensurations relatives au pénis, au réservoir prostatique, aux crochets (Hamuli) et aux barres du hapteur chez *D. aequans* et chez *D. laubieri*. Comparaison statistique entre les deux espèces.

TABLE II. – Main measurements related to the penis, anterior prostatic reservoir, hooks (hamuli) and haptorial bars in *D. aequans* and *D. laubieri*. Statistic comparison between both species.

		<i>Diplectanum aequans</i>			<i>Diplectanum laubieri</i>			Différence des moyennes significative au seuil :
		Taille de l'échantillon	Moyenne	Intervalle de confiance $\alpha = 0,05$	Taille de l'échantillon	Moyenne	Intervalle de confiance $\alpha = 0,05$	
Longueur du pénis		27	154,36	$\pm 54,8$	33	98,39	$\pm 18,23$	0,01
Longueur du réservoir prostatique		19	124,62	$\pm 49,71$	17	74,44	$\pm 22,93$	0,01
	L <sub>D</sub>	44	34,47	$\pm 10,08$	16	39,64	$\pm 4,58$	0,01
	l <sub>D</sub>	44	22,32	$\pm 6,05$	16	24,7	$\pm 4,26$	0,01
	L <sub>V</sub>	44	39,04	$\pm 11,19$	16	44,8	$\pm 5,64$	0,01
	l <sub>V</sub>	44	26,08	$\pm 6,94$	16	29,08	$\pm 3,39$	0,01
	l	43	41,58	$\pm 14,39$	16	55,08	$\pm 7,54$	0,01
	m	43	80,37	$\pm 25,65$	16	88,69	$\pm 12,24$	0,01

#### 2.4.2. Stade post-larvaire PL'

Pour les mêmes raisons que celles venant d'être données, les dimensions des crochets et des barres transversales ne peuvent pas être utilisées comme critère de reconnaissance chez les PL'. En conséquence, nous nous sommes intéressés à l'élément sclérifié apparu chez ce stade : le squamodisque, dont l'ultrastructure a été étudiée en détail par SHAW (1981) chez *D. aequans*.

Les squamodisques des deux espèces sont composés d'une série concentrique de rangées de petites pièces sclérifiées (fig. 8 et 9). Les deux variables retenues pour être étudiées sont le nombre de rangées et le nombre de pièces de la rangée qui en

comporte le plus. Cette rangée, au nombre maximal de pièces, est disposée vers le milieu de la série et est facilement repérable ; les pièces sont par ailleurs bien distinctes, ce qui rend plus aisé leur dénombrement.

La distribution probabiliste des variables  $R$  (nombre de rangées) et  $P$  (nombre de pièces) n'étant pas connue, la discrimination basée sur l'une ou l'autre, ou sur les deux variables, ne doit se faire que si l'on dispose d'un échantillon certain de chaque population. Autrement dit, nous avons utilisé pour les deux espèces des individus aux stades intermédiaire et adulte, identifiés par le pénis. Le squamodisque se différenciant très tôt chez les PL', nous avons donc cherché le risque de mal classer un indi-

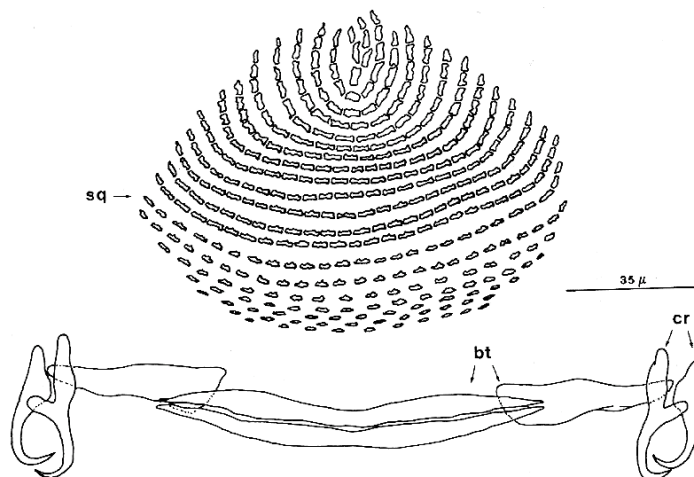


FIG. 8. – Pièces haptoriales de *Diplectanum aequans* : Squamodisque (sq), barres transversales (bt) et crochets (cr).

FIG. 8. – Haptorial pieces of *Diplectanum aequans* : Squamodisc (sq), transversal bars (bt), and hooks (cr).



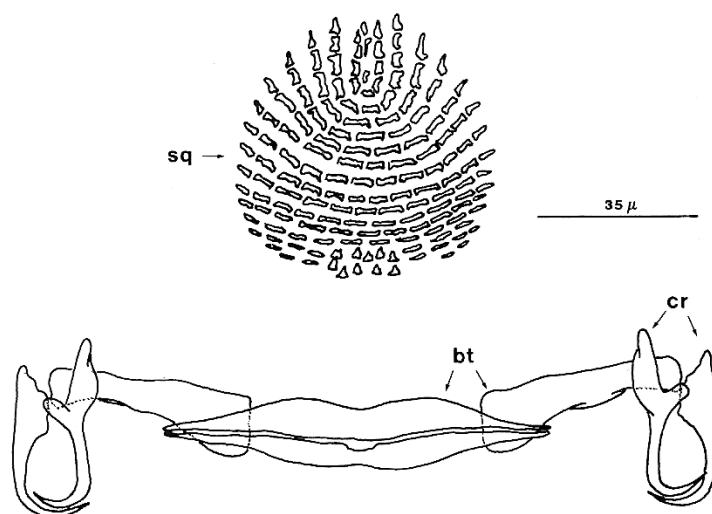


FIG. 9.— Pièces haptoriales de *Diplectanum laubieri* : Squamodisque (sq), barres transversales (bt) et crochets (cr).  
 FIG. 9.— Haptorial pieces of *Diplectanum laubieri* : Squamodisc (sq), transversal bars (bt), and hooks (cr).

vidu de ce stade dans l'une ou l'autre population, et cela à partir de  $R$ , de  $P$  et d'une fonction discriminante associant  $R$  et  $P$  (cf. Annexe). Les principaux paramètres statistiques, les équations des droites de régression linéaire des deux variables l'une par rapport à l'autre, et les résultats de la discrimination sont présentés dans le tableau III.

Par ailleurs, la figure 10 traduit, d'une part, la dispersion des nuages de points ( $R$ ,  $P$ ) pour  $D$ .

*aequans* et *D. laubieri* et les régressions linéaires associées, d'autre part, les seuils de discrimination pour chacune des variables prise séparément.

La figure 11 montre les zones d'attribution à chacune des espèces à partir de la fonction discriminante  $D = P + \frac{b}{a} R$ ,

et les deux intervalles des valeurs  $D$  calculés en utilisant les  $R$  et  $P$  observés.

TABLEAU III.— Résultats de la discrimination linéaire entre *D. aequans* et *D. laubieri* : principaux paramètres statistiques, équations des droites de régression linéaire des deux variables l'une par rapport à l'autre (cf. paragraphe 2.4.2. du texte et l'annexe pour la définition des différents symboles).

TABLE III.— Results of linear discrimination between *D. aequans* and *D. laubieri* : main statistic parameters, least squares regression equations between  $R$  and  $P$  (cf. 2.4.2. text section and annex for definitions of various symbols).

		<i>D. aequans</i>	<i>D. laubieri</i>
Taille de l'échantillon		35	35
$R$	$\bar{R}$	23,46	16,26
	$\hat{s}_R$	2,72	3,00
	$\hat{s}_R^2$	7,37	9,02
$P$	$\bar{P}$	26,69	14,14
	$\hat{s}_P$	2,51	1,31
	$\hat{s}_P^2$	6,28	1,71
Cov ( $P$ , $R$ )		3,11	1,51
$r$		0,47	0,39
$\tau$		3,07	2,47
$R = f(P)$		$R = 0,51 P + 9,83$	$R = 0,90 P + 3,47$
$P = f(R)$		$P = 0,44 R + 16,48$	$P = 0,17 R + 11,35$
$R$		seuil de discrimination = 20,08	
$P$		seuil de discrimination = 19,32	
$D = P + \frac{b}{a} R$		$D = P - 0,012 R$ seuil de discrimination = 18,21	
$\bar{D}$		26,4	13,9

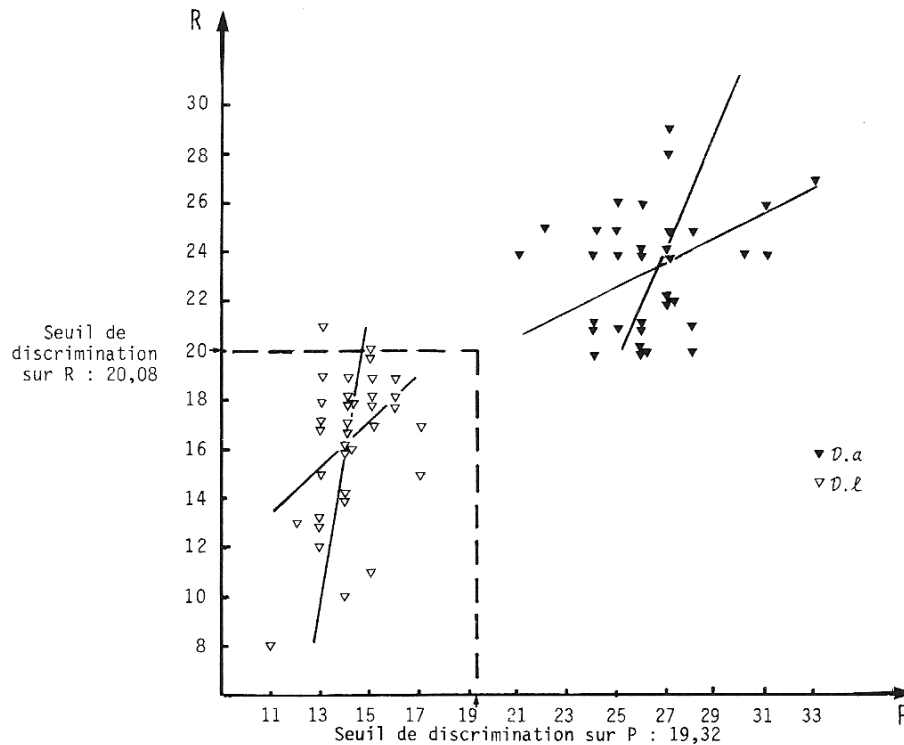


FIG. 10.— Nombre de rangées ( $R$ ) du squamodisque en fonction du nombre de pièces ( $P$ ). Droites de régression linéaire de  $R$  sur  $P$ , et  $P$  sur  $R$ , pour *Diplectanum aequans* ( $D.a$ ) et *Diplectanum laubieri* ( $D.l$ ). Seuils de discrimination entre les deux espèces établis sur les variables  $R$  et  $P$  considérées séparément.

FIG. 10.— The row number ( $R$ ) of the squamodisc in terms of the number of pieces ( $P$ ). Least squares regression straight lines between  $R$  and  $P$ , and between  $P$  and  $R$ , for *Diplectanum aequans* ( $D.a$ ) and *Diplectanum laubieri* ( $D.l$ ). Threshold of discrimination between the two species calculated on  $R$  and  $P$  variables, considered separately.

Nous avons testé la nullité des deux coefficients de corrélation  $r_i$  en comparant la quantité

$$\tau = \frac{r_i \sqrt{n_i - 2}}{\sqrt{1 - r_i^2}}$$

à  $t \left( \frac{n-2}{\alpha} \right)$

Ce test a permis de ne pas rejeter l'hypothèse de dépendance entre les variables  $P$  et  $R$  pour *D. aequans* ( $\alpha = 0,01$ ) comme pour *D. laubieri* ( $\alpha = 0,05$ ). La décision reste limite dans le cas de *D. laubieri*, espèce chez laquelle l'augmentation simultanée de  $R$  et  $P$  est moins évidente.

Le seuil de discrimination pour  $R$  est égal à 20,08 ; en conséquence, le risque de mauvaise classification sur la base de cette seule variable est égal à 0,14 (soit 5/35) pour *D. aequans* et à 0,03 (soit 1/35) pour *D. laubieri*.

Si des cas litigieux peuvent donc se présenter en ne considérant que la variable  $R$  (« nombre de ran-

gées »), le nombre de pièces de la rangée qui en présente un maximum ( $P$ ) est en revanche une variable totalement discriminante. Le seuil de discrimination pour  $P$  est égal à 19,32 et le risque de mauvaise classification devient nul chez les deux espèces.  $P$  présente en outre l'avantage de ne jamais faire l'objet d'une sous-estimation, comme c'est quelquefois le cas pour le nombre de rangées ; en effet, les dernières rangées postérieures du squamodisque sont occasionnellement mal différenciées quand le stade est trop jeune.

Le seuil de discrimination entre les deux populations, en considérant les variables simultanément, est égal à 18,21 (fig. 11). Le calcul de  $D$  pour chaque individu des deux populations, à partir de l'équation  $D = P - 0,012 R$ , nous montre que  $D$  est compris entre 10,91 et 16,82 pour *D. laubieri*, 21,70 et 32,68 pour *D. aequans* ; autrement dit, la probabilité de mal classer un individu sur ce critère dans l'une ou l'autre espèce peut être considérée comme nulle également. La variable  $D$ , qui intègre  $R$  et  $P$ ,

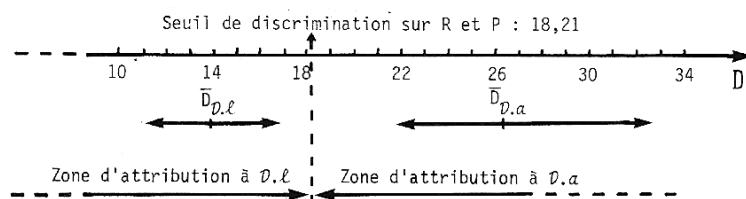


FIG. 11. – Discrimination quadratique de *Diplectanum aequans* (*D.a*) et *Diplectanum laubieri* (*D.l*). Les zones d'attribution à *D.a* et *D.l* (établies à partir des variables *R* et *P* considérées simultanément), les moyennes  $\bar{D}$  pour chacune des espèces (et les valeurs extrêmes observées de part et d'autre de ces moyennes) ont été représentées.

FIG. 11. – Quadratic discrimination of *Diplectanum aequans* (*D.a*) and *Diplectanum laubieri* (*D.l*). The assigned areas to *D.a* and *D.l* (established from *R* and *P* variables considered simultaneously), the means  $\bar{D}$  for each species (and the extreme values observed on both sides of these means) are represented.

est donc totalement discriminante, et permet de trancher quand *R* et *P* s'éloignent de la normalité au sens statistique.

En conséquence, le squamodisque peut et doit être utilisé pour différencier les deux espèces quand le pénis est encore absent chez les stades PL'.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Au stade adulte, *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri* sont hermaphrodites mais ont une fécondation croisée obligatoire entre individus de la même espèce (SILAN *et al.*, 1983). Ils pondent des œufs dont le temps d'incubation est modérément court dans les conditions expérimentales utilisées : moins de deux semaines sont nécessaires à 15° C ; ce délai est comparable à celui noté par KEARN (1968) à ces mêmes températures. Quatre à cinq jours suffisent au-delà de 20° C. Pour *D. aequans*, OLIVER (1987) trouve des temps d'incubation plus courts ; à 18-20° C, 24 à 48 heures suffisent pour observer la majorité des éclosions. L'utilisation d'antibiotique par OLIVER pourrait expliquer cette différence.

Chez l'une et l'autre espèce, les multiples observations que nous avons pu faire dans le milieu naturel nous enseignent que les pontes et les éclosions sont assurées dans toute la gamme de températures qu'hôtes et parasites peuvent supporter, de 5 à 30° C environ (SILAN et MAILLARD, 1986 ; SILAN et MAILLARD, soumis à publication). La capacité qu'ont ces deux Monogènes de pouvoir se développer et éclore dans un aussi large spectre de températures est un avantage certain sur le plan écologique.

Sorti de l'œuf, l'oncomiracidium des deux espèces a de 24 à 48 heures pour trouver un hôte de manière active.

Une fois fixés sur les branchies de l'hôte, les deux Monogènes ont un mode de croissance similaire, mais des cinétiques de développement distinctes ; *D. laubieri* est, à âge égal, la plus petite des deux

espèces. Toutes deux passent, au cours de leur développement, par trois phases :

- une phase post-larvaire (PL et PL') pendant la première semaine ;
- une phase de maturation qui dure trois semaines et au cours de laquelle s'élabore le système génital (stade intermédiaire I) ;
- une phase adulte (A) au terme de quatre semaines ; les individus sont alors reproducteurs.

La maturation des deux *Diplectanum* est donc rapide car assurée en un mois à 20° C. *D. laubieri* présente un léger retard dans la maturation par rapport à *D. aequans* ; celui-ci n'excède toutefois pas quelques jours.

Les deux espèces ne sont pas identifiables sur la base des critères morpho-anatomiques au stade PL. Chez les individus plus âgés, l'identification peut être faite :

- à partir du squamodisque pour la phase post-larvaire PL' ;
- en utilisant le squamodisque et la forme du pénis pour les stades intermédiaires et adultes.

En définitive, entre la ponte d'un œuf par un adulte et la maturité de l'individu qui en est issu, 35 jours s'écoulent en moyenne à des températures de 20° C. Le temps minimal entre deux générations tend vers deux mois quand la température décroît. Le renouvellement des deux populations apparaît donc rapide, ce qui a pu être confirmé dans les populations naturelles de Bar (SILAN et MAILLARD, soumis à publication) et élevées (SILAN et MAILLARD, 1986).



## ANNEXE

La discrimination de deux populations, basée sur une seule variable, repose sur le principe suivant :

$$\text{L'indice de proximité } \frac{|x - \bar{x}_i|}{s_i^2}$$

entre un individu  $x$  et une « Population »  $P_i$  (de moyenne  $\bar{x}_i$  et de variance estimée  $s_i^2$ ) tend vers zéro quand  $x$  se rapproche de  $\bar{x}_i$ .

Si l'on considère deux populations  $P_1$  et  $P_2$  ayant pour moyennes  $\bar{x}_1$  et  $\bar{x}_2$  et pour variances estimées  $s_{x_1}^2$  et  $s_{x_2}^2$ , un individu est d'autant plus proche de  $P_1$  ou de  $P_2$  que  $y > 0$  ou  $y \leq 0$ , avec :

$$y = \frac{(x - \bar{x}_1)^2}{s_{x_1}^2} - \frac{(x - \bar{x}_2)^2}{s_{x_2}^2} \quad (1)$$

La discrimination quadratique que nous avons employée, et qui doit être utilisée quand  $s_{x_1}^2 \neq s_{x_2}^2$ , repose sur l'étude du signe de  $y$  en fonction des deux séries de  $x$ .

Le développement de (1) conduit à l'expression suivante :

$$y = \left( \frac{1}{s_{x_1}^2} - \frac{1}{s_{x_2}^2} \right) x^2 + 2 \left( \frac{\bar{x}_2}{s_{x_2}^2} - \frac{\bar{x}_1}{s_{x_1}^2} \right) x + \left( \frac{\bar{x}_1^2}{s_{x_1}^2} - \frac{\bar{x}_2^2}{s_{x_2}^2} \right)$$

Ce trinôme du second degré a toujours deux racines, qui représentent les seuils de discrimination. Les zones d'attribution à l'une ou l'autre population sont définies, à l'extérieur et entre les racines, en fonction du signe de  $y$ , lui-même tributaire du signe de

$$\left( \frac{1}{s_{x_1}^2} - \frac{1}{s_{x_2}^2} \right).$$

Si on veut intégrer deux variables  $X$  et  $Y$  simultanément, pour une discrimination entre deux groupes (et deux groupes seulement), on peut établir une fonction linéaire discriminante  $D$  telle que :

$$D = aX + bY = a \left( X + \frac{b}{a} Y \right)$$

Cette équation est celle de la droite qui sépare au mieux les lots considérés et qui passe par le centre de gravité de l'ensemble des deux nuages ; or, on montre que :

$$\begin{pmatrix} \mu_1 \\ \mu_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \bar{X}_1 - \bar{X}_2 \\ \bar{Y}_1 - \bar{Y}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u & w \\ v & v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix}$$

$$\text{avec : } u = n_1 (s_{x_1}^2) + n_2 (s_{x_2}^2)$$

$$v = n_1 (s_{y_1}^2) + n_2 (s_{y_2}^2)$$

$$w = n_1 [\text{cov}(X_1, Y_1)] + n_2 [\text{cov}(X_2, Y_2)]$$

et

$n_1$  et  $n_2$ , les tailles respectives des deux échantillons,

$s^2$  les variances estimées,  $\text{cov}$  les covariances.

Le calcul de  $a$  et  $b$  se fait par suite en résolvant le système linéaire :

$$\begin{cases} \mu_1 = au + bw \\ \mu_2 = av + bv \end{cases}$$

Nous sommes donc ramenés à une discrimination sur la seule variable  $D$ , en étudiant le signe de la fonction :

$$Y = \left( \frac{1}{s_{D_1}^2} - \frac{1}{s_{D_2}^2} \right) X^2 + 2 \left( \frac{D_2}{s_{D_2}^2} - \frac{D_1}{s_{D_1}^2} \right) X + \left( \frac{D_1^2}{s_{D_1}^2} - \frac{D_2^2}{s_{D_2}^2} \right)$$

avec \*  $s_{D_1}^2$ , l'estimation de la variance de  $D$  pour le premier

lot,

\*  $s_{D_2}^2$ , l'estimation de la variance de  $D$  pour le deuxième lot,

\*  $D_1$ , la moyenne dans le premier lot,

\*  $D_2$ , la moyenne dans le deuxième lot.

REMERCIEMENTS : Nous remercions le Professeur Louis EUZET et les rapporteurs de la revue pour leur analyse critique du manuscrit et les améliorations qu'ils nous ont permis d'y apporter.

Ce travail a bénéficié du soutien financier du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), dans le cadre de l'Action Thématique Programmée « Biologie des Populations ».

## BIBLIOGRAPHIE

GLASER H.J., 1965.- Zur kenntnis der gattung *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Monogeneoidea), *Z. ParasitKde*, **25**, 459-484.

GUSSEV A.V., 1966.- Some new species of *Dactylogyrus* from the European freshwater fishes. *Folia Parasitologica (Praha)*, **13**, 289-321. 1967.- The morphological criterion and characters of freshwater monogenetic trematodes in modern taxonomy. *Parasitologia*, **1** (1), 55-66.

KEARN G.C., 1968.- The development of the adhesive organs of some diplectanid, tetraonchid and dactylogyrid gill parasites (Monogenea). *Parasitology*, **58**, 149-163.

LAMBERT A. et MAILLARD C., 1974.- Parasitisme branchial

simultané par deux espèces de *Diplectanum* Diesing, 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea) chez *Dicentrarchus labrax* (L), 1758 (Téléostéen). *C.r. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, série D, **279**, 1345-1347.

LEBRETON J.D. et MILLIER C., Eds., 1982.- *Modèles dynamiques déterministes en biologie*. Masson, Paris, 208 p.

LLEWELLYN J., 1957.- The larvae of some monogenetic Trematode parasites of Plymouth fishes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **36**, 243-334.

OLIVER G., 1968.- Recherche sur les Diplectanidae (Monogenea) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. III. Biologie. *Vie milieu*, **20**, 397-420. 1976.- Étude de *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857), Diesing 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea, Diplectanidae) au

- microscope électronique à balayage. *Z. ParasitKde*, **51** (1), 91-98. 1982.- Quelques aspects de la spécificité parasitaire chez les Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 2nd Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, Série A (Zool.), **123**, 295-301. 1987.- Les Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea, Dactylogyridea). Systématique. Biologie. Ontogénie. Écologie. Essai de phylogénèse. *Thèse d'État*, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 433 p.
- PALING J.E., 1966.- The attachment of the monogenean *Diplectanum aequans* (Wagener) Diesing to the gills of *Morone labrax* L. *Parasitology*, **56**, 493-503.
- PROST M., 1963.- Investigations on the development and pathogenicity of *Dactylogyrus anchoratus* (Duj., 1845) and *D. extensus* Mueller et v. Cleave, 1932 for breeding carps. *Acta Parasit. Pol.*, **11**, 17-47.
- RICHARDS F.S.G., 1961.- A method of maximum likelihood estimation. *J.R. Stat. Soc., B.*, **23**, 469-476.
- ROSS G.J.S., 1980.- *Maximum Likelihood Program*. The Statistics Department. Lawes Agricultural Trust. Rothamsted Experimental Station, Ed, 288 p.
- SHAW M.K., 1981.- The ultrastructure of the pseudohaplo-toral squamodiscs of *Diplectanum aequans* (Monogenea). *Parasitology*, **82**, 231-240.
- SILAN P., 1984.- Biologie comparée des populations de *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri*, Monogènes branchiaux de *Dicentrarchus labrax*. *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle*, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 275 p.
- SILAN P., EUZET L. et MAILLARD C., 1983.- La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bull. Soc. Fr. Parasit.*, **1**, 31-36.
- SILAN P., EUZET L., MAILLARD C. et CABRAL P., 1987.- Le biotope des ectoparasites branchiaux de Poissons : facteurs de variations dans le modèle Bar-Monogènes. *Bull. Ecol.*, **18** (4), 383-391.
- SILAN P. et MAILLARD C., 1986.- Modalités de l'infestation par *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite de *Dicentrarchus labrax*, en aquiculture. Éléments d'épidémiologie et de prophylaxie. In : *Pathology in marine aquaculture (Pathologie en aquaculture marine)*. C.P. Vivarès, J.-R. Bonami, and E. Jaspers (Eds). European Aquaculture Society, Special Publication n° 9, Bredene, Belgium, 139-152.
- SILAN P. et MAILLARD C. (soumis à publication). Comparative structures and dynamics of some populations of helminths, parasites de Poissons : the sea bass - *Diplectanum* pattern.
- WAGENER G.R., 1857.- Helminthologische bemerkungen aus liner Sendschreiben au C. Th von Siebold. *Z. Wiss. Zoll.*, **9**, 73-90.